Journal of Iranian Plant Protection Research

https://jpp.um.ac.ir

Research Article
Vol. 36, No. 4, Winter 2023, p. 423-438

Intraspecific Competition and its Relationship with some Biological Factors of *Habrobracon habetor* against *Heliothis viriplaca*

T.S. Mahdavi[1], H. Madadi[2*]

Received: 11-06-2022 Revised: 27-07-2022 Accepted: 24-08-2022 Available Online: 15-02-2023	**How to cite this article:** Mahdavi, T.S., & Madadi, H. (2023). Intraspecific Competition and its Relationship with some Biological Factors of *Habrobracon habetor* against *Heliothis viriplaca*. *Journal of Iranian Plant Protection Research 36*(4): 423-438. (In Persian with English abstract) **DOI:** 10.22067/jpp.2022.77112.1098

Introduction

The competition for limited resources is a common ecological interaction among animals. In most of insect parasitoid communities, different species compete for specific resources both in larval and adult stages. Intraspecific competition play a role in the size, structure, stability of insect communities and even it determines the fitness of species. Moreover, understanding how competition influences on different insect species is essential for basic ecological studies and pest control issues. The outcome of competition between adult parasitoid insects depends on host finding, dispersal abilities, reproductive capacity, ability to fight, and physiological coordination with the host.While the outcome of competition in the larval stage can be influenced by differences in the growth rate of the parasitoid, the stage and physiological state of the attacked host, the order and the time intervals between oviposition and the evolutionary history of the species. Competition among larvae can affect the development of adult parasitoids because the surviving individual or winners might to pay high costs for competency due to quantitative and qualitative changes in host resources.

Materials and Methods

The current study was carried on to determine the effect of intraspecific competition on searching efficiency and oviposition strategy of *Habrobracon hebetor* Say on 4th instar larvae of *Heliothis viriplaca* (Lep.: Noctuidae) at seven competition and four adult density levels (1, 2, 3 and 4) of parasitoid wasps per the spring chickpea plant (c.v. Bivanij). All plants were grown under controlled climate conditions (25 ± 1 °C, and a light period of 16: 8 hours). Then, 10 fourth instar larvae of *H. viriplaca* per plant were released and allowed to feed and establish prior starting the experiments (about three hours). Then, fertile female wasps with different densities (2, 3 and 4) in separate treatments and a competitor free control treatment (one fertile female wasp per plant) introduced to each microcosm unit and after 24 and 48 hours, the number of parasitized and oviposited larvae on each host plant recorded, but the number of eggs oviposited on each host larvae recorded at the end of 48 hours. All eggs laid at each competitive level were kept separately until the emergence of adults to record sex ratio and mortality rate.

Results and Discussion

The results showed that, the searching efficiency of *H. hebetor* decreased with increasing the level of competition, so that, the highest searching efficiency was recorded after 48 hours, in control treatment and at a

1 and 2- Ph.D. Student and Associate Professor of Agricultural Entomology in Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran, respectively .
(*- Corresponding Author Email: hmadadi@basu.ac.ir)

density of four parasitoid individuals as 0.178 ± 0.002 /hour and the lowest value at the level of 12 *H. hebetor* eggs per host larva and density of two parasitoid females as 0.023 ± 0.004/ hour. As the density levels of parasitoid increased, the searching efficiency was decreased to a density level of three, but then it increased at four individuals per chickpea plant. The interaction effect of density × competition was not significant, in other words, these two factors independently influenced on searching efficiency of *H. hebetor*. Time had a positive effect on searching efficiency so that, at all levels of competition and at different densities of parasitoid wasp, the difference was statistically significant. With increasing density of *H. hebetor* per plant, at all competition levels, the oviposition rate was increased, which means that the simultaneous presence of several parasitoid individuals does not have any negative effect on oviposition rate. Competition had a negative effect on the oviposition rate of *H. hebetor*, as the highest oviposition rate recorded at one individual and lowest competition level as 14.7 ± 2.1 eggs and the lowest rate occurred at four individuals per host plant and competition level of 12 parasitoid eggs as 6.4 ± 0.05 eggs. At all competition levels, regardless of density, sex ratio was not affected by competition and other factors sounds influential in this regard, however, the difference between the ratio of female to male population at competition levels of one and two was greater than other levels. Moreover, the mortality rate has been increased with increasing competition levels, so that the lowest mortality percentage occurred at the level of one and two and the highest at the competition levels of 10 and 12.

Conclusion

Given the significant differences in searching efficiency and other factors studied, it can be concluded that the number of competing larvae in a host affects the suitability and vigor of adult parasitoid wasps. However, it should be noted, that in some cases, competition does not directly affect searching capability, but instead, by reducing other factors, such as morphological characteristics (body size, ovary size, number and size of eggs, size of hind legs, wing size), and biological characteristics such as oviposition period will influence on the searching abilities of parasitoids indirectly.The study of *H. hebetor* parasitoid wasp foraging behavior showed that at high densities, it avoids competing with other conspecific individuals. Anyway, regarding the prevalency of competition among released natural enemies in greenhouses and fields, the study of this interaction from laboratory to fields is being recommended.

Keywords: Fitness, *Heliothis viriplaca*, Parasitoid, Searching efficiency

نشریه پژوهش‌های حفاظت گیاهان ایران
https://jpp.um.ac.ir

مقاله پژوهشی
جلد ۳۶، شماره ۴، زمستان ۱۴۰۱، ص. ۴۳۸-۴۲۳

رقابت درون‌گونه‌ای و ارتباط آن با برخی فاکتورهای بیولوژیکی زنبور *Habrobracon hebetor* در کنترل پیله‌خوار نخود

طیبه السادات مهدوی[۱]- حسین مددی[۲*]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۳/۲۱
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۶/۰۲

چکیده

رقابت نقش مهمی در اندازه، ساختار و پایداری جوامع حشرات دارد و به عنوان یک راهبرد تعیین کننده شایستگی عوامل بیولوژیک به کار می‌رود. در حشرات پارازیتوئید، گونه‌های مختلف می‌توانند در مراحل لاروی و بلوغ بر سر منابع خاص رقابت کنند. درک چگونگی تاثیر رقابت درون و بین گونه ای در پارازیتوئیدها برای مطالعات اساسی اکولوژیکی و در موضوع مهار زیستی آفات ضروری به نظر می‌رسد. پژوهش حاضر به تعیین اثر رقابت روی کارایی جستجوگری و راهبرد تخم‌گذاری زنبور پارازیتوئید *Habrobracon hebetor* Say روی لارو سن چهار کرم پیله‌خوار نخود *Heliothis viriplaca* Hufnagel در هفت سطح رقابتی و نیز چهارسطح از تراکم (۱، ۲، ۳ و ۴) زنبور پارازیتوئید به ازای هر بوته نخود بهاره (رقم بی‌ونیج) و در شرایط خُردسامانه یا میکروکاسم پرداخت. نتایج نشان داد که، با افزایش سطح رقابت از میزان کارایی جستجوی زنبور *H. hebetor* کاسته شده، به طوری‌که، بیشترین مقدار کارایی پس از ۴۸ ساعت در تیمار بدون رقابت و در تراکم ۴ زنبور به ازای هر بوته، ۰/۰۰۲±۰/۱۷۸ بر ساعت و کمترین آن در سطح رقابت ۱۲ و تراکم ۲ زنبور، برابر با ۰/۰۰۴±۰/۰۲۳ بر ساعت، محاسبه شد. با افزایش سطح تراکم زنبور تا سطح تراکم ۳ زنبور به ازای هر بوته، میزان کارایی کاهش یافت، اما، در تراکم ۴، مجددا کارایی جستجو افزایش یافت. همچنین، اثر متقابل تراکم و رقابت معنی‌دار نبود، به عبارتی روند واکنش جستجوگری برای تراکم‌های مختلف در سطوح مختلف رقابتی متفاوت نمی‌باشد و این دو عامل مستقل از یکدیگر اثر خود را روی کارایی جستجوگری زنبور *H. hebetor* بروز داده‌اند. زمان اثر مثبت بر کارایی زنبور داشت، به طوری‌که در تمام سطوح رقابت و در تراکم‌های مختلف اختلاف از لحاظ آماری معنی‌دار شد. با افزایش تراکم زنبور به ازای هر بوته نخود، میزان تخم‌گذاری افزایش یافت و این بدان معنا است که، حضور همزمان چند زنبور پارازیتوئید اثر منفی روی میزان تخم‌گذاری ندارد، در حالی‌که رقابت اثر منفی بر میزان تخم‌گذاری زنبور ماده داشت، به این صورت که بیشترین میزان تخم‌گذاری در تراکم ۱ زنبور و سطح رقابت ۱(شاهد) با ۲/۱±۱۴/۷ تخم و کمترین آن در تراکم ۴ زنبور و سطح رقابت ۱۲ با ۰/۰۵±۶/۴ عدد تخم به ازای هر بوته برآورد شد. در تمام سطوح رقابت صرف نظر از میزان تراکم، نسبت جنسی تحت تاثیر رقابت نبود، اما سهم افراد ماده نسبت به کل جمعیت در سطح رقابت ۱ از دیگر سطوح بیشتر بوده است. درصد تلفات با افزایش سطح رقابت افزوده شد، به این صورت که کمترین درصد تلفات در سطح رقابت ۱ و ۲ و بیشترین آن در سطح رقابت ۱۰ و ۱۲ رخ داده است. در نهایت با توجه نتایج این پژوهش، به نظر می‌رسد باید توجه بیشتری به نقش رقابت درون گونه‌ای در هنگام رهاسازی و تولید انبوه زنبور پارازیتوئید *H. hebetor* برای استفاده در برنامه مدیریت تلفیقی کرم پیله‌خوار نخود داشت.

واژه‌های کلیدی: پارازیتوئید، توانمندی، کارایی جستجوگری، *Heliothis viriplaca*

۱ و ۲- به‌ترتیب دانشجوی دکتری حشره‌شناسی کشاورزی و دانشیار گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران
(*- نویسنده مسئول: Email: hmadadi@basu.ac.ir)

DOI: 10.22067/jpp.2022.77112.1098

مقدمه

دشـــمنان طبیعـــی، شـــرایط نامســـاعد آب و هـــوایی، تغییـــرات فیزیولوژیک از قبیل کاهش زادآوری و کمبود مـواد غـذایی را بایـد از جمله عوامل بازدارنده افزایش نامحدود جمعیت آفات به حسـاب آورد. به علاوه، باید پذیرفت که در میان عوامل بازدارنده جمعیـت، غـذا بـه عنوان یکی از مهم‌ترین منابع محدود کننده می‌تواند نقـش بزرگـی را در ایجاد تعادل از نظر تناسـب بـین تـراکم جمعیت حشـره و محـیط اطراف داشته باشد. به بیان دیگر، عامـل غـذا مـی‌توانـد در چـارچوب رقابت افراد داخل یک گونه و یا بین گونه‌های مختلف به شکل یـک عامل کلیدی عمل کند و اصولاً مهم‌ترین عاملی که سبب بروز رقابت می‌شود، غذا است. رقابت نقش مهمـی در انـدازه، سـاختار و پایـداری جوامع دشمن طبیعی دارد و گاهی در حشرات به عنوان یـک راه‌کـار تعیین توانمندی[1] به کار می‌رود (Mohseni *et al*., 2016). رقابـت در تعریف، رابطه یا واکنش بین افراد است که بر سر نیاز مشترک به یک منبع با ذخیره محدود رخ می‌دهد و منجر به کاهش زنده‌مانی، رشـد و نمو یا تولید مثل افراد رقیـب مـی‌شـود (Cusumano *et al*., 2016). رقابت خود انواع مختلفی دارد، که عبارتند از رقابـت درون گونـه‌ای و بین گونه‌ای. رقابت درون‌گونه‌ای عبارت است از رقابت اعضـای یـک گونه بر سر منابع محدود، در حالی‌که رقابت بین گونه‌ای، رقابت افـراد گونه‌های مختلف بر سر منابع با ذخیره اندک است. در سال‌های اخیـر نظریه‌ای که بین اکولوژیست‌ها طرفداران فراوانـی پیـدا کـرده اسـت، بیان مـی‌کنـد کـه در جوامـع حشـرات، رقابـت درون‌گونـه‌ای بـدلیل مشابهت نیازمندی‌ها، نقش غالب‌تری نسبت بـه رقابـت بـین‌گونـه‌ای دارد، در هر حال برتری نسبی رقابت درون‌گونه‌ای موضوع پیچیـده‌ای است که همچنان مورد بحث است. از آنجا کـه پارازیتوئیـدهای یـک گونه از روش مشابهی برای فلج کردن و تغذیه از میزبان استفاده مـی کنند، از این‌رو رقابت درون گونه‌ای در بیشتر موارد شـدیدتر از رقابـت بین گونه‌های متفاوت پارازیتوئید خواهد بـود (Denno *et al*., 1995; Harvey *et al*., 2013).

تمایز میزبان یا توانایی تشخیص میزبان سالم از انگلی شده، یـک پدیده رایج در بین زنبورهای پارازیتوئید است و حشرات ماده از طریـق عوامل داخلی و خارجی و یا هر دو برای شناسایی میزبـان‌هـا اسـتفاده می‌کنند، با این حال اگر میزبان‌های غیـر انگلـی در دسـترس نباشـد، تخم‌ریزی روی میزبـان‌هـای از قبـل انگلـی شـده مـی‌توانـد نـوعی سازگاری و کمک به زنده‌مانی آنها باشد. زنبورهای پارازیتوئیـد اغلـب دامنه میزبانی محدودی دارند و این امر منجر به برهمکنش‌های قـوی تکاملی بین پارازیتوئیدها و میزبان آن‌ها می‌شود. در بـرهمکنش‌هـای پارازیتوئید – میزبان، بعضی از میزبان‌ها توسـط بـیش از یـک فـرد از زنبورهای ماده متعلق به یک گونـه (سوپرپارازیتیسـم) یـا گونـه‌هـای متفاوت (مولتی پارازیتیسم) انگلی می‌شـوند(Harvey, 2005)، پدیـده ای که منجر به بروز رقابت در بین مراحل پیش از بلوغ آن‌ها می‌شـود (Visser *et al*., 1992). سوپرپارازیتیسم در گذشته با توجیـه اتـلاف عواملی از جمله زمان و تخم بـه عنـوان یـک رفتـار غیرسـازگارکننده شناخته مـی‌شـد امـا، در بررسـی‌هـای تکمیلی نشـان داده شـد کـه سوپرپارازیتیسم می‌تواند در شرایطی از جمله عدم دسترسی بـه تعـداد مناسب میزبان و افزایش خطر مرگ و میر، یک پدیده سـازگارکننده و مطلوب محسوب شود، به این دلیل که حشره ماده با تخـم‌گـذاری در میزبان‌های از قبل انگلی شده، حـداقل شانسـی، بـرای زنـده مانـدن نوزادهای خود ایجاد می‌کند. سـازگاری ایـن پدیـده همچنـین از ایـن لحاظ که غلبه بر سیستم دفاعی میزبان را در مقایسه بـا میزبـان‌هـای سالم تسهیل کرده و همچنین امکان تغذیه‌ی اضافی ناشی از خـوردن سایر لاروهای رقیب را فراهم می‌کند حائز اهمیت است (Goubault *et al*., 2003). سازگار بودن سوپرپارازیتیسم بیشتر از این نظـر قـوت می‌گیرد که این پدیده حتی در گونه‌هـای پارازیتوئیـدی کـه قـادر بـه تفکیک میزبان‌های سالم از انگلی شده می‌باشند، نیز دیـده مـی‌شـود. حتی در این ارتباط بعضی از گونه‌های زنبورهای پارازیتوئید به صورتی تکامل یافته‌اند کـه بـا تزریـق زهـر و فلـج مـوقتی میزبـان، توانـایی تشخیص بین میزبان‌های محتوی تخم‌های خودشان و تخم‌های سایر ماده‌های هم‌گونه یا غیرهم‌گونه را نیز دارا مـی‌باشـند (Hubbard *et al*., 1987).

نتیجه برهمکنش رقابت بین حشرات کامل پارازیتوئیدها می‌توانـد به تفاوت در یافتن میزبان، توانایی پراکنش، اختلاف در ظرفیت تولیـد مثـل (Mohamad *et al*., 2011)، توانـایی مبـارزه و همـاهنگی فیزیولوژیکی بـا میزبـان باشـد (Wang *et al*., 2015)، در حـالی‌کـه نتیجه رقابت در مرحله لاروی می‌تواند تحت تاثیر تفـاوت‌هـا در نـرخ رشـد پارازیتوئیـد (Agboka *et al*., 2002)، مرحلـه و وضـعیت فیزیولوژیکی میزبان مورد تهاجم، ترتیب و فاصله زمـانی بـین تخـم-گذاری و سـابقه تکـاملی گونـه‌هـا باشـد (Poelman *et al*., 2014; Wang *et al*., 2008). رقابـت بـین لاروهـا مـی‌توانـد روی نمـو پارازیتوئیدهای بالغ اثرگذار باشد، زیرا فرد زنده مانده به دلیل تغییـرات کمّی و کیفی منابع میزبـان ممکـن اسـت هزینـه‌هـای زیـادی بـرای توانمندی بپردازد (Harvey *et al*., 2009). رقابت در انتخاب ویژگی-های تکاملی مختلف، رشد و نمو و باروری پارازیتوئیدها نقش دارد امـا خود رقابت نیز تحت تاثیر عوامل مختلف می‌باشد. یکی از مهـم‌تـرین این عوامل مربوط به ویژگی‌های میزبان از قبیل کیفیت، سن، انـدازه،

1- Fitness

تراکم و مرحله زیستی که مورد تهاجم پارازیتوئید قرار می‌گیرد و نیز شرایط محیطی از جمله درجه حرارت می‌باشد (Harvey *et al.*, 2013).

کرم پیله خوار نخود یا *Heliothis viriplaca* Hufnagel، یکی از آفات مهم و کلیدی مزارع نخود است و هر ساله خسارت بالایی به محصول نخود، به خصوص ارقام بهاره وارد می‌کند. امروزه در ایران در اکثریت استان‌های کشور از زنبور *Habrobracon hebetor* Say برای مهار این آفت استفاده می‌شود و هر ساله ادارات حفظ نباتات هر استان با توجه به میزان آلودگی اقدام به پرورش و رهاسازی این عامل بیولوژیک در مزارع نخود می‌نمایند (Anonymous, 2020). متاسفانه در مورد ویژگی‌های اکولوژیک زنبورهای *H. hebetor* رهاسازی شده و اثر عوامل مختلف محیط پرورش بر کارایی جستجوگری و نرخ تخم‌گذاری آن‌ها اطلاعات جامعی وجود ندارد.

با توجه به این‌که مسئله رقابت، مبحث مهمی در اکولوژی جمعیت حشرات است، اما در تحقیقات داخلی کمتر به آن پرداخته شده و محدود به چند پژوهش در مورد پارازیتوئیدها و حشرات شکارگر می‌باشد. هدف از این مطالعه، تعیین اثر رقابت بر کارایی جستجوگری و موفقیت بیولوژیکی زنبور پارازیتوئید *H. hebetor* در کنترل *H. viriplaca* می‌باشد. نتایج حاصل از این پژوهش، برای استفاده موثرتر از این عامل بیولوژیک، در رهاسازی علیه کرم پیله‌خوار نخود قابل استفاده خواهد بود.

مواد و روش‌ها

تهیه کلنی کرم پیله خوار نخود و زنبور *H. hebetor*

کلنی اولیه لاروهای پیله‌خوار نخود از مزارع نخود استان کرمانشاه، شهرستان هرسین، جمع‌آوری و به آزمایشگاه منتقل شد. پس از اطمینان از آلوده نبودن نمونه‌های جمع‌آوری شده، به زنبورهای پارازیتوئید متفرقه لاروها درون جعبه‌های پلاستیکی به ابعاد ۱۰×۱۷×۲۳ سانتی‌متر قرار داده شدند و برای تغذیه آنها از غذای مصنوعی به فرمول روغن مایع (۵ گرم)، مخمر (۳۵ گرم)، آرد نخود خام (۱۱۳/۵ گرم)، اسید سوربیک (۱ گرم)، اسید آسکوربیک (۳ گرم)، پودر جوانه گندم (۴۰ گرم)، آگار (۱۵ گرم)، آب مقطر (۶۶۰ سی‌سی) استفاده شد (Hashemi Aghjeri, 1998). به منظور جلوگیری از آلودگی باکتریایی در جمعیت از تتراسایکلین (۱ گرم) در ترکیب فوق استفاده شد. غذای مصنوعی باید به نحوی باشد که نه خیلی سفت شود به طوری که لاروها نتوانند از آن تغذیه کنند و نه چنان نرم که لاروها در آن فرو روند. حالت پنیری بهترین حالت و فرم غذای مصنوعی است. برای جلوگیری از خشک شدن و یا کپک زدن، هر دو روز یک‌بار غذای مصنوعی داخل پتری‌ها تعویض گردید (Kahrarian *et al.*, 2008). شفیره‌های حاصل از این لاروها به یک آکواریوم شیشه‌ای، به ابعاد ۲۵×۲۵×۵۰ سانتی‌متر که قسمت بالایی آن توسط توری پوشانده شده انتقال یافت. برای تخم‌گذاری و استراحت پروانه ها، برش‌هایی از کاغذ چین‌دار به صورت نواری در قسمت کناره‌های ظرف به حالت آویزان قرار داده و برای تغذیه پروانه‌ها از پنبه مرطوب آغشته به محلول آب عسل ۲۰ درصد و گرده ذرت استفاده شد. کاغذهایی که روی آن‌ها تخم‌گذاری شده بود، هر روز با دقت بریده و داخل ظروف پتری پلاستیکی تهویه‌دار به قطر ۸ و ارتفاع یک سانتی متر قرار می‌گرفت. به‌منظور تامین رطوبت مورد نیاز تخم‌ها، دور تا دور قسمت داخلی هر ظرف پتری به‌وسیله پنبه های مرطوب پوشیده شد. به دلیل اثر آنتی‌بیوتیک‌ها روی همزیست‌های حشرات در این مرحله پرورش، از هیچ آنتی بیوتیکی در رژیم غذایی استفاده نشد، اما به منظور جلوگیری از گسترش بیماری در جمعیت، لاروها به صورت انفرادی و در پتری‌های مجزا نگه‌داری شدند. پس از دو نسل پرورش از لاروهای سن چهارم پیله خوار نخود، به منظور انجام آزمایشات استفاده شد.

زنبورهای *H. hebetor* از مزارع نخود استان کرمانشاه، شهرستان هرسین، جمع‌آوری و به آزمایشگاه انتقال داده شد. این زنبورها روی لارو سن پنجم (لاروهای ۳۵ روزه) بید آرد *Ephestia kuehniella* Zeller که از قبل درون ژرمیناتور با شرایط دمای ۱±۲۵ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۱۰±۶۰ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی، با رژیم غذایی آرد گندم ۰/۵ کیلوگرم، سبوس گندم ۰/۵ کیلوگرم و ۳۰ گرم مخمر پرورش یافته بود، در پتری‌هایی به قطر ۸ سانتی‌متر رهاسازی شد. به این منظور ابتدا در هر پتری که از قبل منافذ تهویه روی درب آن تعبیه شده، ۱۰ عدد لارو سن پنجم بید آرد قرار داده و سپس پنج جفت زنبور به آن اضافه شد. برای تغذیه زنبورها در قسمت خارجی توری تهویه درب پتری، پنبه مرطوب آغشته به آب‌عسل ۲۰ درصد قرار داده شد. زنبورها روزانه به وسیله آسپیراتور، از پتری خارج و به پتری‌های جدیدی با همان شرایط منتقل و تخم‌های زنبور تا تبدیل شدن به حشرات کامل درون ژرمیناتور با همان شرایط ذکر شده در بالا قرار داده شدند.

روش انجام آزمایش

به منظور تامین زنبورهای *H. hebetor* آزمایشی دارای تجربه رقابت در دوران لاروی، از لارو بید آرد به عنوان میزبان برای پرورش این زنبورها و رهاسازی آن‌ها روی آفت اصلی (پیله‌خوار نخود) استفاده شد. به این منظور، درون هر پتری یک لارو بید آرد سن پنجم قرار داده و یک زنبور ماده بارور درون آن رهاسازی شد و پس از ۲۴ ساعت زنبور از محیط خارج و تیمارهای مورد نظر شامل شش سطح رقابت (۲، ۴، ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ تخم زنبور به ازای یک لارو بید آرد) و سطح بدون رقابت یا شاهد (۱ تخم زنبور به ازای یک لارو بید آرد)

هر یک در ۱۰ تکرار تهیه گردید و تخم‌های اضافی حذف شدند. لازم به ذکر است که، علاوه بر تعداد تخم گذاشته شده، تعداد لارو زنبور در هر تیمار کنترل شد. در این رابطه، از آنجا که ممکن است در طی مراحل پیش از بلوغ زنبور پارازیتوئید تلفاتی بروز کند و در نتیجه روی میزان تاثیر رقابت خطا ایجاد نماید، بنابراین از زنبورهایی در آزمون‌ها استفاده شد که در آن واحد آزمایشی تلفات نداشتند، برای مثال برای آزمون اصلی سطح رقابت ۱۲ زنبورها از واحدهای آزمایشی انتخاب شد که هر ۱۲ تخم اولیه تبدیل به زنبور شده بود. آزمایش در محیط میکروکاسم یا خُردسامانه انجام شد. خُردسامانه شامل یک گیاه کامل نخود رقم بی‌ونیج[1] است، که وارد مرحله تشکیل دانه شده و درون یک قفس مکعبی به ابعاد ۷۰×۴۰×۴۰ سانتی‌متر محصور با تور حریر شیشه‌ای می‌باشد. این قفس‌ها درون اطاق رشد با شرایط کنترل شده با دمای ۱±۲۵ درجه سلسیوس و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی نگهداری شد. به ازای هر بوته ۱۰ لارو سن چهارم پیله خوار نخود رهاسازی شد و پیش از شروع آزمایش به آن‌ها فرصت داده شد (در حدود ۳ ساعت) تا به صورت طبیعی روی گیاه پراکنده شوند. پس از استقرار کامل لاروهای سن چهارم پیله خوار نخود، زنبورهای ماده بارور *H. hebetor* حاصل از هر تیمار رقابتی با تراکم‌های مختلف (۱، ۲، ۳ و ۴ زنبور بالغ به ازای هر بوته) به محیط خُردسامانه معرفی شدند. بعد از گذشت ۲۴ و ۴۸ ساعت تعداد لاروهای فلج شده و تخم‌گذاری شده روی هر میزبان شمارش شد، اما تعداد تخم‌های گذاشته شده روی هر میزبان در پایان ۴۸ ساعت با کمک استریومیکروسکوپ شمارش گردید. لازم به توضیح است که تعداد لارو میزبان و زنبور پارازیتوئید در طول آزمایش ثابت بوده و هر تیمار در ۱۰ تکرار انجام شد. همچنین، تمام تخم‌های گذاشته شده زنبور *H. hebetor* در هر سطح رقابتی، به منظور بررسی نسبت جنسی و درصد تلفات، تا ظهور حشرات کامل به صورت مجزا نگهداری شدند.

کارایی جستجوگری به عنوان شاخصی برای ارزیابی میزان جستجوگری پارازیتوئیدها به کار برده می‌شود. مقدار این عامل با استفاده از معادله ۱ محاسبه می‌گردد (Cornin and Strong, 1999).

$$a = \frac{1}{P} Log \frac{N}{S}$$

معادله (۱)

در این معادله N تعداد اولیه لارو میزبان، S تعداد لاروهای سالم، P تعداد پارازیتوئید و *a* کارایی جستجوگری زنبور پارازیتوئید است.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

پس از اثبات نرمال بودن داده‌ها براساس آزمون Shapiro-Wilk، داده‌هایی که نرمال نبودند، ابتدا از طریق تبدیل ریشه‌ی دوم نرمال شدند و سپس با استفاده از روش فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی مورد تجزیه و تحلیل آماری قرار گرفتند. به این ترتیب، در ارتباط با تعیین کارایی جستجو و میزان تخم‌گذاری (به عنوان متغیرهای وابسته) در ۴۸ ساعت و نظر به وجود دو متغیر مستقل سطح رقابت و تراکم زنبور به ازای هر بوته نخود، به منظور بررسی وجود تفاوت آماری بین تیمارها و نیز بررسی اثر متقابل بین سطوح رقابت و تراکم زنبور از آزمون تجزیه واریانس دو طرفه (Two-way Anova) استفاده شد. به دلیل مشابهت داده‌های مربوط به ۲۴ ساعت اول و عدم امکان نرمال نمودن توزیع داده‌های تراکم ۱ زنبور به ازای هر بوته نخود از طریق تبدیل‌های رایج داده‌ها، عملاً امکان استفاده از روش تجزیه واریانس دوطرفه (طرح فاکتوریل) وجود نداشت، بنابراین، برای تجزیه آماری میزان کارایی جستجوگری در سطوح مختلف رقابت به تفکیک هر تراکم زنبور پارازیتوئید با داده دارای توزیع نرمال، از آزمون تجزیه واریانس یک طرفه (One-way Anova) و برای تراکم ۱ زنبور به دلیل نرمال نشدن داده‌ها از آزمون غیرپارامتری Kruskal-Walis، بر پایه طرح بلوک کامل تصادفی استفاده شد.

با توجه به اینکه کارایی جستجو در دو زمان متفاوت ۲۴ و ۴۸ ساعت محاسبه شد، به منظور مقایسه اثر زمان بر کارایی جستجو براساس سطوح رقابت به تفکیک هر تراکم زنبور در ۲۴ ساعت اول با مقدار متناظر آن در ۴۸ ساعت، از آزمون T- test و برای تیمارهایی که نرمال نبودند از آزمون Mann- Whitney U Static استفاده شد. آزمون‌های تجزیه و تحلیل آماری در محیط نرم‌افزار SAS 9.4 انجام و کلیه نمودارها با استفاده از نرم‌افزار Sigmaplot 12 ترسیم شد.

نتایج

تاثیر رقابت و زمان بر کارایی جستجوگری و تخمگذاری زنبور *H. hebetor* روی *H. viriplaca*

پس از معرفی زنبورهای ماده بارور حاصل از تیمارهای مختلف رقابتی در تراکم‌های ۱، ۲، ۳ و ۴ زنبور در هر گلدان حاوی ۱۰ لارو پیله خوار نخود، همانطور که اشاره شد داده‌ها در دو مرحله جمع‌آوری شدند فاز اول، ۲۴ ساعت و فاز دوم ۴۸ ساعت پس از شروع آزمایش. بررسی‌ها نشان می‌دهد، رقابت درون گونه‌ای اثر منفی بر کارایی جستجوگری زنبور پارازیتوئید *H. hebetor* روی *H. viriplaca* داشت. به طوری‌که، در ۲۴ ساعت اول آزمایش، میزان کارایی زنبور *H. hebetor* با افزایش سطح رقابت، کاهش می‌یابد (جدول ۲)، این اختلاف‌ها در تراکم ۱ (Kruskal-Walis test, Chi- square= 13.45, df=6, P=0.0365)، تراکم ۲ (ANOVA, F= 3.72, df=6, P<0.0031)، تراکم ۳ (ANOVA, F= 5.75, df=6, P<0.0001) و تراکم ۴ (ANOVA, F= 10.13, df=6, P<0.0001) زنبور به ازای هر بوته نخود از لحاظ آماری معنی‌دار

1- Bivanij

است.

در ۴۸ ساعت پس از شروع آزمایش همانند ۲۴ ساعت اول، کارایی جستجوی زنبور در تیمارهای رقابتی گوناگون دارای اختلاف معنی‌داری از نظر آماری بود (Anova, F= 9.89, df = 6, P- value <0.0001)، در مورد اثر تراکم زنبور بالغ برخلاف سطح رقابت، با افزایش سطح تراکم میزان کارایی تا سطح تراکم مشخص (تراکم ۳) کاهش یافت، اما بعد از آن مجددا کارایی جستجو افزایش یافته است (Anova, F= 14.37, df = 3, P- value <0.0001)، به علاوه، اثر متقابل تراکم × رقابت معنی‌دار نبود (Anova, F = 0.67, df = 18, P-value = 0.843)، به عبارتی روند واکنش جستجوگری برای تراکم‌های مختلف زنبور در سطوح مختلف رقابتی متفاوت نمی‌باشد و این دو عامل مستقل از یکدیگر اثر خود را روی کارایی جستجوگری زنبور *H. hebetor* بروز داده‌اند (جداول ۱ و ۲).

به همین ترتیب، اثر رقابت و تراکم بر میزان تخم‌گذاری معنی‌دار بود، به ترتیب (Anova, F= 24.85, df = 6, P- value <0.0001) و (Anova, F= 211.82, df = 3, P- value <0.0001) (جدول ۱)، اما اثر متقابل آنها معنی‌دار نمی‌باشد (Anova, F= 0.6, df = 18, P-value = 0.895) (جدول ۳). به عبارت بهتر، با افزایش سطح رقابت از میزان تخم‌گذاری در تراکم‌های مختلف کاسته شده است، به صورتی که میزان تخم‌گذاری در سطح رقابتی ۱۲ لارو نسبت به سطح رقابتی ۱ لارو نزدیک به نصف بود در حالی‌که ، با افزایش تراکم در کلیه سطوح رقابت، میزان تخم‌گذاری به ازای هر بوته افزایش یافته و این بدان معنا است که حضور همزمان چند زنبور پارازیتوئید اثر منفی روی میزان تخم‌گذاری یکدیگر ندارد (جداول ۱ و۳). لازم به ذکر است جدول مقایسات میانگین به دلیل کثرت تیمارها به سه جدول ۱، ۲ و ۳ تقسیم شده است.

مقایسه میانگین داده‌ها در دو زمان ۲۴ و ۴۸ ساعت نشان از اثر مثبت زمان بر کارایی جستجوگری *H. hebetor* دارد. با گذشت زمان، زنبور *H. hebetor* فرصت بیشتری برای انگلی کردن لاروهای دیگر داشته واز طرف دیگر تعدد دفعات و نرخ بالای تخم‌گذاری آن، باعث شده میزبان‌های بیشتری را انگلی کرده و به تبع آن نرخ کارایی جستجوگری افزایش یابد (جدول ۴).

بر اساس شکل‌های ۱ تا ۴ با افزایش تراکم زنبور در هر بوته نخود بر تعداد لاروهای انگلی شده افزوده شده و لارو فلج شده و تخم‌گذاری نشده فقط در تراکم ۱ در سطوح رقابتی ۸، ۱۰ و ۱۲ تخم زنبور مشاهده شد و تعداد لارو پارازیته شده با وجود تفاوت میان سطوح رقابتی، فاقد اختلاف آماری بود (شکل ۱)(Anova, F= 0.14, df = 6, P- value = 0.9907). در تراکم‌های ۲، ۳ و ۴ به ترتیب (Anova, F= 4.05, df = 6, P- value <0.0017)، (Anova, F= 7.32, df = 6, P- value <0.0001) و (Anova, F= 3.94, df = 6, P- value <0.0021) اختلاف در تعداد لارو پارازیته افزایش یافت و از لحاظ آماری معنی‌دار بود (اشکال ۲، ۳ و ۴). زنبور *H. hebetor* همانند دیگر زنبورهای پارازیتوئید دارای بار تخم است و در شرایط نبود میزبان و یا عدم دسترسی به میزبان‌های کافی بار تخم خود را در محیط رها می‌کند، به شکلی که درون پتری‌های فاقد لارو میزبان نیز تخم‌های زنبور مشاهده شد. در همه تراکم‌ها بیشترین تعداد لارو انگلی و تخمگذاری شده در سطوح رقابت ۱ و ۲ و کمترین آن در سطح رقابت ۱۰ و ۱۲ مشاهده شد.

جدول ۱- مقایسه میانگین (± خطای استاندارد) میزان تخمگذاری و کارایی جستجوگری *Habrobracon hebetor* روی لارو سن چهارم *Heliothis viriplaca* در ۴۸ ساعت

Table 1- Mean comparison (± standard error) of oviposition rate and searching efficiency of *Habrobracon hebetor* to 4th instar larvae of *Heliothis viriplaca* after 48 hours

منابع تغییرات Source of variation	سطوح رقابت و تراکم زنبور Competition and density Levels	کارایی جستجوگری ۴۸ ساعت Searching efficiency (48 hour)	میزان تخمگذاری Oviposition rate
سطوح رقابت Competition Levels	1	0.153±0.01[a*]	32.35±2.48[a]
	2	0.138±0.01[ab]	31.0±2.45[a]
	4	0.118±0.009[abc]	27.27±2.2[ab]
	6	0.102±0.009[bcd]	25.4±2.11[bc]
	8	0.096±0.008[cd]	20.62±1.57[cd]
	10	0.089±0.009[cd]	19.57±1.58[d]
	12	0.080±0.008[d]	17.87±1.42[d]
سطوح تراکم Density Levels	1	0.141±0.009[a]	10.9±0.68[d]
	2	0.084±0.006[b]	20.4±0.75[c]
	3	0.096±0.006[b]	30.07±1.04[b]
	4	0.122±0.007[a]	38.1±1.63[a]

* حروف کوچک متفاوت در هر ستون نشان دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارهای مختلف در سطح احتمال ۵٪ می‌باشند (آزمون توکی، سطح احتمال ۵٪).

* Means followed by different letters in each column are significantly different (Tukey test, P < 0.05)

جدول ۲- مقایسه میانگین (± خطای استاندارد) کارایی جستجوگری *Habrobracon hebetor* روی لارو سن چهارم *Heliothis viriplaca* در دو زمان ۲٤ و ٤۸ ساعت

Table 2- Mean comparison (± standard error) searching efficiency of *Habrobracon hebetor* to 4th instar larvae of *Heliothis viriplaca* after 24 and 48 hours

سطوح تراکم Density Levels	سطوح رقابت Competition Levels	کارایی جستجوگری Searching efficiency ۲٤ ساعت 24 hours	٤۸ ساعت 48 hours
تراکم ۱ Density 1	1	0.071 ± 0.008^{A}	0.154 ± 0.024^{abcB}
	2	0.066 ± 0.008^{A}	0.151 ± 0.029^{abcB}
	4	0.071 ± 0.007^{A}	0.144 ± 0.026^{abcB}
	6	0.057 ± 0.012^{A}	0.137 ± 0.025^{abcdB}
	8	0.051 ± 0.008^{A}	0.137 ± 0.025^{abcdB}
	10	0.042 ± 0.011^{A}	0.132 ± 0.026^{abcdB}
	12	0.27 ± 0.007^{A}	0.129 ± 0.020^{abcdB}
تراکم ۲ Density 2	1	0.058 ± 0.009^{aA}	0.130 ± 0.014^{abcdB}
	2	0.046 ± 0.006^{abA}	0.108 ± 0.015^{abcdB}
	4	0.041 ± 0.006^{abA}	0.087 ± 0.013^{abcdB}
	6	0.034 ± 0.007^{abA}	0.072 ± 0.013^{bcdB}
	8	0.033 ± 0.004^{abA}	0.068 ± 0.012^{cdB}
	10	0.31 ± 0.005^{bA}	0.069 ± 0.014^{cdB}
	12	0.23 ± 0.004^{bA}	0.053 ± 0.009^{dB}
تراکم ۳ Density 3	1	0.061 ± 0.006^{aA}	0.149 ± 0.017^{abcB}
	2	0.059 ± 0.006^{abA}	0.127 ± 0.017^{abcdB}
	4	0.048 ± 0.005^{abcA}	0.115 ± 0.013^{abcdB}
	6	0.035 ± 0.006^{cdA}	0.093 ± 0.012^{abcdB}
	8	0.034 ± 0.006^{cA}	0.073 ± 0.012^{bcdB}
	10	0.032 ± 0.006^{cA}	0.062 ± 0.008^{cdB}
	12	0.026 ± 0.006^{cA}	0.056 ± 0.012^{dB}
تراکم ۴ Density 4	1	0.08 ± 0.009^{aA}	0.178 ± 0.022^{aB}
	2	0.082 ± 0.007^{aA}	0.166 ± 0.025^{abB}
	4	0.047 ± 0.006^{bA}	0.125 ± 0.017^{abcdB}
	6	0.043 ± 0.005^{bA}	0.108 ± 0.014^{abcdB}
	8	0.035 ± 0.006^{bA}	0.104±,.011 abcdB
	10	0.034 ± 0.005^{bA}	0.092 ± 0.012^{abcdB}
	12	0.034 ± 0.007^{bA}	0.83 ± 0.010^{abcdB}

*حروف کوچک در هر ستون نشان دهنده تفاوت بین تیمارهای مختلف در سطح احتمال ۵٪ می‌باشند (آزمون توکی، سطح احتمال ۵٪).

* حروف بزرگ در هر سطر نشان دهنده تفاوت بین کارایی جسستجو در دو زمان ۲۴ و ۴۸ ساعت می‌باشد (آزمون T- test).

* Means followed by different letters in each column are significantly different (Tukey test, $P < 0.05$)

*Means followed by different capital letters in each row are significantly different (T- test, $P < 0.05$)

اثر رقابت بر نسبت جنسی زنبور *H. hebetor*

بر اساس جدول ۵، در کلیه سطوح رقابت صرفنظر از میزان تراکم زنبور، نسبت جنسی تحت تاثیر رقابت نبوده و فاکتورهـای دیگـری در این زمینه اثرگذار بوده‌اند، البته، نسبت جمعیت ماده به نـر در سـطوح رقابت ۱ و تراکم ۱ از دیگر سطوح بیشتر بوده است (جدول ۵). درصد تلفات با افزایش سطح رقابت افزوده شده است، بـه ایـن صـورت کـه عموما کمترین درصد تلفات در سطح رقابـت ۱ و ۲ و بیشـترین آن در سطح رقابتی ۱۲ رخ داده است (جدول ۵).

بحث

با توجه به نتایج بدست آمده، رقابت در مراحل نابالغ لارو زنبورهـا دارای اثر منفی معنی‌دار روی کارایی جستجو است در حـالی کـه اثـر تراکم‌های متفاوت زنبور روی کارایی جستجوگری رونـد مشخصـی را نشان نداد و بیشترین کارایی جستجو در بالاترین تراکم زنبـور (چهـار زنبور به ازای هر بوته نخود) و کمترین آن در تراکم دو زنبور بـه ازای هر بوته دیده شد. براساس مشاهدات صحرایی و آزمایشگاهی، حضـور همزمان چند زنبور ماده حین تخمگذاری روی یک میزبـان مـی‌توانـد دلیلی بر تغییر سطح کارایی جستجو در تراکم‌های بالاتر باشد.

جدول ۳- مقایسه میانگین (± خطای استاندارد) نرخ تخمگذاری *Habrobracon hebetor* روی لارو سن چهارم *Heliothis viriplaca* در ۴۸ ساعت

Table 3- Mean comparison (± standard error) of oviposition rate of *Habrobracon hebetor* to 4th instar larvae of *Heliothis viriplaca* after 48 hours

سطوح تراکم Density Levels	سطوح رقابت Competition Levels	میزان تخمگذاری Oviposition rate
تراکم ۱ Density 1	1	14.7 ± 2.1^{fhg}
	2	14.3 ± 1.9^{fhg}
	4	13.2 ± 1.4^{fhg}
	6	10.6 ± 1.6^{hg}
	8	9 ± 1.5^{g}
	10	7.8 ± 1.2^{g}
	12	6.7 ± 1.3^{l}
تراکم ۲ Density 2	1	25.7 ± 1.8^{de}
	2	26.4 ± 2^{cde}
	4	21.1 ± 1.6^{ef}
	6	19 ± 1.3^{efh}
	8	17.8 ± 1.7^{fh}
	10	17.2 ± 1.6^{fh}
	12	15.7 ± 1.2^{defg}
تراکم ۳ Density 3	1	39.3 ± 2.4^{bc}
	2	36.1 ± 2.4^{bc}
	4	31.2 ± 2.3^{cd}
	6	32.6 ± 2^{cd}
	8	25 ± 1.8^{de}
	10	22.9 ± 1.6^{def}
	12	23.4 ± 1.8^{cefg}
تراکم ۴ Density 4	1	49.7 ± 3.8^{a}
	2	47.2 ± 5^{a}
	4	43.6 ± 4.1^{ab}
	6	39.4 ± 3.5^{bc}
	8	30.7 ± 2.3^{cd}
	10	30.4 ± 2.6^{cd}
	12	25.7 ± 2^{de}

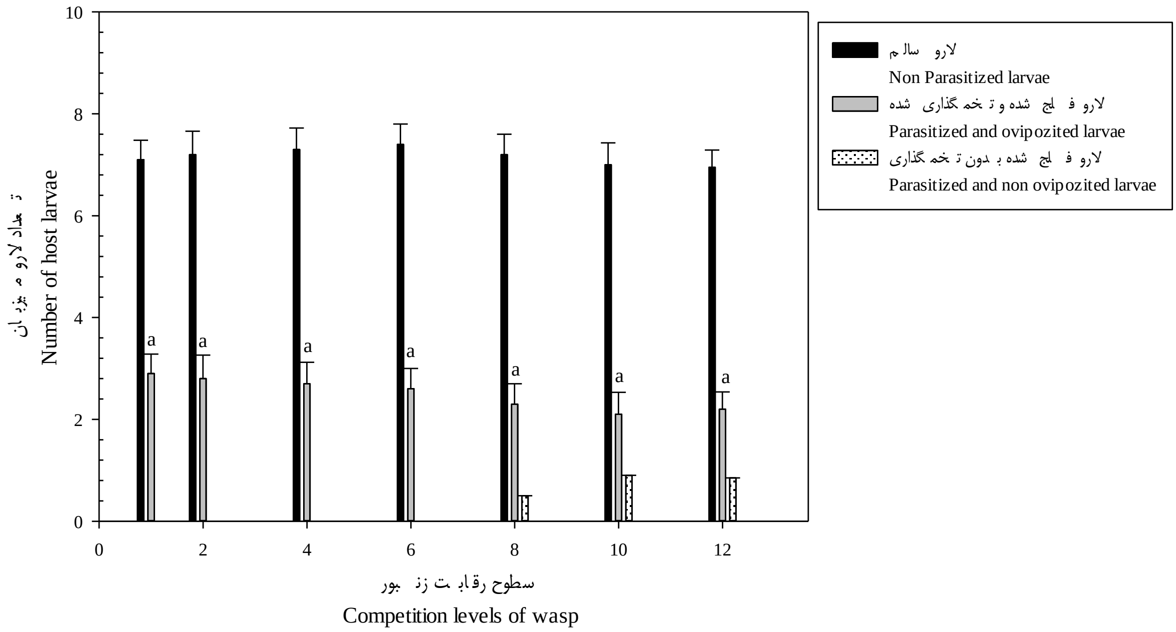
*حروف کوچک در هر ستون نشان دهنده تفاوت بین تیمارهای مختلف در سطح احتمال ۵٪ می‌باشند (آزمون توکی، سطح احتمال ۵٪).

* Means followed by different small letters in each column are significantly different (Tukey test, $P < 0.05$)

جدول ٤- آزمون T- test کارایی جستجوگری *Habrobracon hebetor* روی لارو سن چهارم *Heliothis viriplaca* در زمان‌های ٢٤ و ٤٨ ساعت

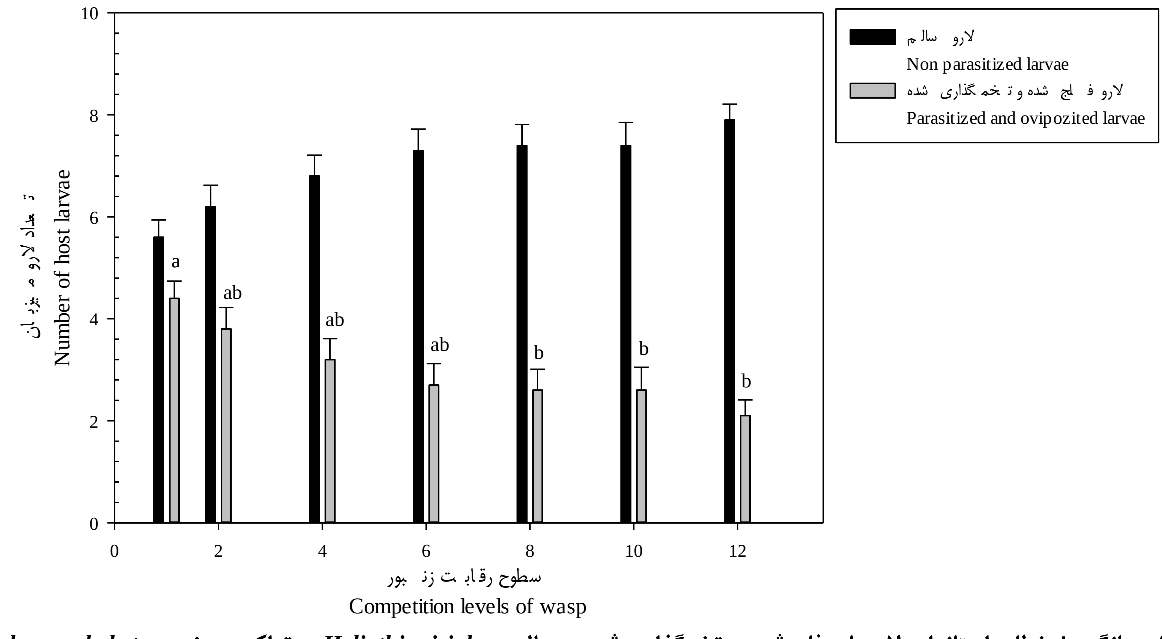
Table 4- T- test analysis of searching efficiency of *Habrobracon hebetor* on 4th instar larvae of *Heliothis viriplaca* at 24 and 48 hours

سطوح رقابت Competition levels	تراکم ۱ Density 1	تراکم ۲ Density 2	تراکم ۳ Density 3	تراکم ٤ Density 4
1	t= 3.26, df= 18, P-value= 0.0044	t= 4.37, df= 18, P-value= 0.004	t= 4.8, df= 18, P-value= 0.0001	t= 4.22, df= 18, P-value= 0.0005
2	t= 2.74, df= 18, P-value= 0.0134	t= 3.75, df= 18, P-value= 0.0015	t= 3.72, df= 18, P-value= 0.0016	t= 10.85, df= 18, P-value= 0.0015
4	t= 2.99, df= 18, P-value= 0.0078	t= 3.15, df= 18, P-value= 0.0055	t= 4.58, df= 18, P-value= 0.0002	t= 4.71, df= 18, P-value= 0.0002
6	t= 2.87, df= 18, P-value= 0.01	t= 2.56, df= 18, P-value= 0.0199	t= 4.34, df= 18, P-value= 0.0004	t= 4.2, df= 18, P-value= 0.0005
8	t= 3.22, df= 18, P-value= 0.0047	t= 2.79, df= 18, P-value= 0.0122	t= 2.97, df= 18, P-value= 0.0082	t= 5.57, df= 18, P-value= 0.0001
10	t= 3.12, df= 18, P-value= 0.006	t= 2.58, df= 18, P-value= 0.019	t= 2.96, df= 18, P-value= 0.0085	t= 4.35, df= 18, P-value= 0.0004
12	Mann- Whitney U static= 6 , df= 19, P-value= 0.001	Mann- Whitney U static= 17, df= 19, P-value= 0.007	t= 2.33, df= 18, P-value= 0.0318	t= 3.81, df= 18, P-value= 0.0013



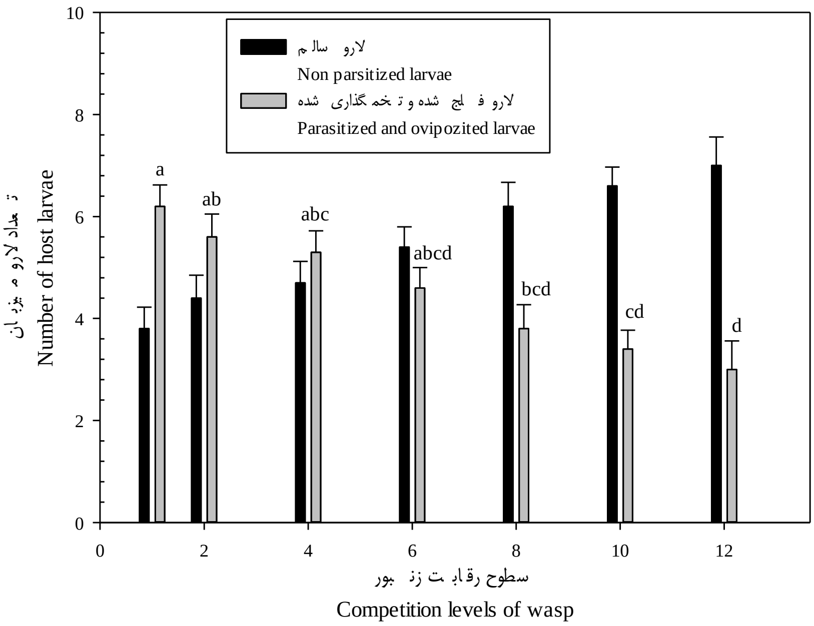
شکل ۱- میانگین± خطای استاندارد لاروهای فلج شده و تخمگذاری شده و سالم *Heliothis viriplaca* در تراکم یک زنبور *Habrobracon hebetor* به ازای هر ۱۰ لارو پیله خوار روی بوته نخود

Figure 1- Mean ± standard error number of parasitized, oviposited and healthy larvae at density of one *Habrobracon hebetor* wasps per 10 larvae of *Heliothis viriplaca* on chickpea plant



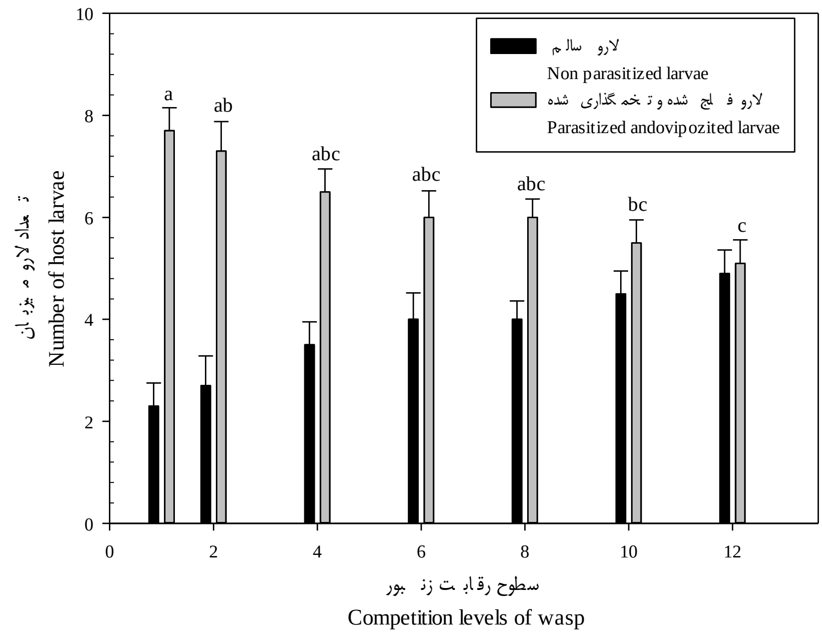
شکل ۲- میانگین± خطای استاندارد لاروهای فلج شده و تخمگذاری شده و سالم *Heliothis viriplaca* در تراکم دو زنبور *Habrobracon hebetor* به ازای هر ۱۰ لارو پیله خوار روی بوته نخود

Figure 2- Mean ± standard error number of parasitized, oviposited and healthy larvae at density of two *Habrobracon hebetor* wasps per 10 larvae of *Heliothis viriplaca* on chickpea plant



شکل ۳- میانگین± خطای استاندارد لاروهای فلج شده و تخمگذاری شده و سالم *Heliothis viriplaca* در تراکم سه زنبور *Habrobracon hebetor* به ازای هر ۱۰ لارو پیله خوار روی بوته نخود

Figure 3- Mean ± standard error number of parasitized, oviposited and healthy larvae at density of three *Habrobracon hebetor* wasps per 10 larvae of *Heliothis viriplaca* on chickpea plant



شکل ٤- میانگین± خطای استاندارد لاروهای فلج شده و تخمگذاری شده و سالم *Heliothis viriplaca* در تراکم چهار زنبور *Habrobracon hebetor* به ازای هر ۱۰ لارو پیله خوار روی بوته نخود

Figure 4- Mean± standard error number of parasitized, oviposited and healthy larvae at density of four *Habrobracon hebetor* wasps per 10 larvae of *Heliothis viriplaca* on chickpea plant

جدول ۵- نسبت جنسی (٪) و درصد مرگ و میر *Habrobracon hebetor* در سطوح رقابتی و تراکم‌های مختلف

Table 5- Sex ratio (%) and mortality percentage of *Habrobracon hebetor* at different competition levels and densities

سطوح رقابت Competition levels		تراکم ۱ Density 1	تراکم ۲ Density 2	تراکم ۳ Density 3	تراکم ٤ Density 4
1	Sex ratio (%)	60.9	57.9	53.2	52.8
	Mortality (%)	6.1	14	4.8	8.2
2	Sex ratio (%)	56	50	54.5	60.2
	Mortality (%)	6.2	14	8	9.9
4	Sex ratio (%)	56.2	55.8	51.5	53.9
	Mortality (%)	8.3	14.2	4.2	8.9
6	Sex ratio (%)	53.2	48.4	50.8	50.7
	Mortality (%)	9.4	15.2	9	10.4
8	Sex ratio (%)	51.2	54.9	53.6	54.5
	Mortality (%)	8.8	19.1	10.7	12.7
10	Sex ratio (%)	54.9	50.7	51	47.6
	Mortality (%)	8.9	19.8	13.5	11.5
12	Sex ratio (%)	59	53.1	47.7	50.7
	Mortality (%)	16.4	18.5	11.2	16.3

نسبت جنسی به صورت نسبت تعداد ماده‌ها تقسیم بر کل تعداد افراد محاسبه شده است.

زنبور ماده برای اجتناب از درگیرشدن نتاجش در پدیده رقابت با لاروهای دیگر، به جستجوی میزبان‌های دیگر پرداخته و به تبع آن میزان کارایی جستجوگری افزایش می‌یابد. همچنین، مشاهده شد که زنبور ماده بیشتر تخم‌های خود را در سطح تحتانی (شکمی) لارو میزبان می‌گذارد، اما در تراکم‌های بالاتر زنبور زمانی که تعداد زنبور ماده به ازای هر بوته نخود بالاتر می‌رود (به شرط آنکه تعداد زنبور روی یک میزبان هم بالا باشد)، علاوه بر سطح شکمی، در قسمت های حاشیه‌ای بدن و در سطح بالایی (پشتی) لارو میزبان نیز تخم‌گذاری می‌کند. این موضوع شاید به این دلیل باشد که از ازدحام و رقابت بین لاروها که فضای کافی برای تغذیه ندارند، جلوگیری شود. لازم به توضیح است چنانچه لارو زنبور پارازیتوئید قبل از اتمام مراحل لاروی (سه مرحله لاروی) از بدن میزبان جدا شود دیگر قادر به تغذیه نخواهد بود و حتما خواهد مرد. در تراکم‌های ۱ و ۲ زنبور به ازای هر بوته نخود، با توجه به جثه بزرگ کرم پیله‌خوار این توانایی در میزبان وجود دارد که لاروهای بیشتری از آن تغذیه کنند (طبق مشاهدات آزمایشگاهی تا ۳۱ لارو *H. hebetor*) در نتیجه، زنبور بار تخم خود را تا حد امکان روی یک میزبان گذاشته و تعداد میزبان‌های کمتری را انگلی می‌کند، اما در تراکم‌های بالاتر زنبور، به دلیل وجود همزمان چند زنبور درحال تخمگذاری روی یک میزبان (در برخی واحدهای آزمایشی تا ۴ زنبور روی یک میزبان مشاهده شد)، زنبور ماده برای دوری از پدیده رقابت میان نوزادان، ناگزیر به جستجوی لاروهای دیگر پرداخته و درنتیجه کارایی آن در تراکم‌های بالاتر با افزایش مدت آزمایش، افزایش یافته است، البته لازم به توضیح است که این مسئله زمانی رخ می‌دهد که اولاً میزبان‌های دیگر در دسترس باشد و ثانیا بار تخم درون تخمدان ماده در حدی باشد که بتواند روی میزبان دیگری تخمگذاری کند. در زمان پرورش زنبورها در آزمایشگاه مشاهده شد که در برخی موارد چنان بار تخم درون تخمدان ماده افزایش می‌یابد که تخم خود را درون پتری در مکانی که میزبان در مجاورت آن نبود رها می‌کند.

نظر به وجود اختلاف معنی‌دار در میزان کارایی و دیگر فاکتورهای بررسی شده، می‌توان نتیجه گرفت که تعداد لارو رقابت کننده روی یک میزبان می‌تواند توانمندی زنبورهای پارازیتوئید بالغ خارج شده را تحت تاثیر قرار دهد. البته رقابت به طور مستقیم برکارایی تاثیر نمی گذارد، بلکه با کاهش در ویژگی‌های مرفولوژیکی (اندازه بدن، اندازه تخمدان، تعداد و اندازه تخمک)، تعداد تخم دارای جنین، اندازه ساق پای عقب، طول تخمریز، اندازه بال‌ها، و ویژگی‌های زیستی، به صورت غیرمستقیم، تاثیر خود را روی کارایی بیولوژیکی پارازیتوئیدها خواهد گذاشت (Mohseni *et al*., 2016). در پژوهشی در مورد رقابت میان نژادهای جنسی و غیر جنسی *Lysiphlebus fabarum* Marshall مشخص شد که، زنبورهای ظاهر شده در شرایط پارازیتیسم انفرادی در مقایسه با سوپر پارازیتیسم، درشت‌تر بوده و اندازه تخمک بزرگتری داشتند، اما، سوپرپارازیتیسم منجر به ظهور ماده‌های جنسی با تخمدان‌های کوچکتر و تعداد تخمک کمتر شد و این در حالی است که نوع نژاد لاروهای رقابت کننده و همچنین فاصله سنی بین آنها تاثیری روی این شاخص‌ها ندارد (Mohseni *et al*., 2016). در تحقیق حاضر، هر چند با افزایش تعداد زنبور در تراکم ۲ و ۳، از میزان کارایی جستجوگری نسبت به تراکم ۱ کاسته شده، اما افزایش حدود دو برابری تعداد لاروهای انگلی شده، این نقص را برطرف کرده و نشان می‌دهد که با افزایش نرخ رهاسازی پارازیتوئید نباید نگران اثرات منفی آن روی کارایی جستجوگری زنبورها بود. البته برای مفید بودن افزایش نرخ رهاسازی در مهار آفت هدف، باید ملاک‌هایی همچون هزینه تولید پارازیتوئید، تراکم آفت، شرایط محیطی و حضور عوامل بیولوژیک دیگر در مزرعه را نیز مدنظر قرار داد. کارایی جستجوگری یک پارازیتوئید علاوه بر نوع و تعداد میزبان

هایی که به آنها برخورد می‌کند به تعداد تخمک‌های موجود در تخمدان و سایر عوامل فیزیولوژیکی نیز بستگی دارد (Godfray and Hunter, 1994) و با توجه به اینکه در تحقیق حاضر فقط از زنبورهای با طول عمر یک روز استفاده شد، بنابراین این امکان وجود دارد که، با افزایش سن زنبور (در زمان ۲۴ و ۴۸ ساعت آزمایش) ظرفیت رسیدن روزانه تخم‌ها و به تبع آن کارایی جستجوگری در ۴۸ ساعت افزایش یابد. برهمکنش‌های وابسته به تراکم بین افراد هم‌گونه می‌تواند علاوه بر قدرت جستجو و نرخ تخم‌ریزی دیگر جنبه‌های زیست شناسی پارازیتوئیدها مانند طول عمر را تحت تاثیر قرار دهد (Fathipour *et al*., 2006). در واقع از نتایج حاصل از این بررسی‌ها می‌توان علاوه بر شناخت سیستم میزبان- پارازیتوئید، در ارزیابی میزان کارایی دشمن طبیعی در کنترل آفت و همچنین افزایش کارایی تکنیک‌های پرورش انبوه عوامل بیولوژیک استفاده کرد، زیرا اگر تعداد زنبورهای موجود در پرورش انبوه زیاد باشد، احتمال رقابت بالاتر رفته و میزان موفقیت کاهش می‌یابد (Fathipour *et al*., 2004). بروز رقابت میان زنبورهای پارازیتوئید در محیطهای آزمایشگاهی نمی‌تواند بیان کننده شرایط طبیعی آن باشد، زیرا تراکم‌های بالای آفت در مزرعه و نیز پیچیدگی محیط نسبت به محیطهای ساده آزمایشگاهی می‌تواند زمینه را برای کاهش رقابت درون‌گونه‌ای و مزاحمت بین افراد پارازیتوئید فراهم سازد (Bayoumy and Michaud, 2012). دسترسی به منابع غذایی و اندازه محیط آزمایشی دو عاملی است که برهمکنش متقابل بین پارازیتوئیدها را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Nouri Ganbalani *et al*., 2021) (Bayoumy and Michaud, 2012).

داده‌های کمّی نرخ زنده‌مانی و تولید مثل دشمنان طبیعی شاخص مناسبی برای تشخیص توانمندی طعمه در رژیم غذایی آنها است، از طرف دیگر، در حشرات پارازیتوئید به دلیل ارتباط مستقیم بین نرخ برخورد با میزبان و تولید نتاج فشار انتخابی شدیدی برای بهینه سازی راهبردهای جستجوی غذا وجود دارد. کمیت وکیفیت غذای خورده شده به وسیله نوزادان، بر فعالیت‌های آن‌ها مانند نرخ رشد، طول دوره زندگی، وزن بدن، پراکنش واحتمال زنده مانی آن تاثیر می‌گذارد. علاوه بر این‌ها، کمّیت و کیفیت غذای خورده شده به وسیله نوزادان، روی فعالیت‌های حشره کامل نیز موثر است، به عنوان مثال، وقتی که نوزادی در اثر کمّیت یا کیفیت ناکافی غذا دچار کمبود رشد شود، حشره کاملی تولید خواهد شد که دارای وزن کمی بوده و باروری کمتری خواهد داشت. کمیت و کیفیت غذای خورده شده به وسیله افراد بالغ، بر فعالیت‌های آن مانند موفقیت در جفت‌گیری، تولید مثل، پراکندگی و زنده مانی تاثیر خواهد گذاشت (Kalushkov and Hodek, 2010) در واقع می‌توان گفت که به منظور درک رفتار، زیست شناسی، اکولوژی و بهبود راهبردهای مدیریت آفات آگاهی از برهم‌کنش حشرات با منابع غذایی مورد نیازشان ضروری است.

پیشتر اشاره شد که با توجه به اثرات منفی رقابت روی هر دو طرف درگیر در این برهم‌کنش، تا جایی که ممکن است حشرات و به ویژه پارازیتوئیدها سعی می‌کنند از آن اجتناب کنند. از آنجایی که در پارازیتوئیدها دسترسی به میزبان‌ها برای تولیدمثل حیاتی بوده، کمبود میزبان ممکن است منجر به افزایش رقابت‌های درون و بین گونه‌ای شود. اثرات منفی رقابت روی افراد پیروز منجر به کاهش اندازه بالغین و کاهش باروری آن‌ها و همچنین افزایش زمان رشد شده در حالی که بازنده این نبرد با کاهش تعداد نتاج و از دست رفتن زمان در دسترس برای جستجو مواجه خواهد شد (McBrien and Mackauer, 1991). بررسی‌ها نشان داده که فاصله زمانی بین پارازیتیسم‌های متوالی نقش عمده‌ای در نتیجه‌ی رقابت بین لاروهای هم‌گونه یا بین گونه دارد. در رقابت بین لاروهای هم‌گونه، اولین لارو تفریخ شده از تخم، یک مزیت سنی داشته و به طور معمول با کشتن رقبای جوان‌تر زنده می‌ماند (De Moraes *et al*., 1999)، در حالی که، در رقابت بین گونه‌ای، لارو جوان‌تر یا مسن‌تر ممکن است بسته به وقفه‌های سنی، رفتار ویژه گونه‌ای، گونه میزبان و راهبرد تغذیه لارو پارازیتوئید پیروز این رقابت شود (Harvey *et al*., 2009). بنابراین تا زمانی که میزبان های انگلی نشده در دسترس هستند، پارازیتوئیدهای انفرادی باید از تخم‌گذاری در میزبان‌های قبلاً انگلی شده اجتناب کنند، رفتاری که باعث کاهش رقابت بین نتاج آن‌ها می‌شود.

هر چه فاصله زمانی بین دو تخم‌گذاری بیشتر باشد، اثر رقابت شدیدتر و روی زنده‌مانی و پارامترهای زیستی تخم دوم اثر گذار خواهد بود، همچنین در رقابت میان لاروهای یک میزبان هنگامی‌که لارو پارازیتوئید اضافی در مراحل اولیه حذف شود، فضای بیشتری برای تغذیه بازمانده‌ها فراهم خواهد شد (Baaren and Nenon, 1996). اندازه جثه میزبان شاخص مهمی برای تولید مثل و زنبورهای پارازیتوئید قوی‌تر می‌باشد، به طوری‌که زنبورهای بزرگ‌تر روی میزبان‌های بزرگتر به وجود می‌آیند (Eliopoulos and Stathas, 2005)، از طرف دیگر، نرخ برخورد با میزبان بزرگ‌تر بیشتر بوده (Nouri Ganbalani *et al*., 2021) و هر اندازه تعداد لارو پارازیتوئید تغذیه کننده روی یک میزبان افزایش یابد، طول عمر و ذخیره تخم زنبورهای حاصل از این لاروها به نسبت کاهش می‌یابد (Tepa-Yotto *et al*., 2013). پذیرش یا رد میزبان مبتنی بر توانایی یک پارازیتوئید ماده برای تشخیص میزبان‌های سالم از انگلی است و بر اساس ترکیبی از ویژگی‌های اکولوژیکی (مانند ویژگی‌های زیستگاه مثل اندازه لکه میزبانی، ساختار و فراوانی میزبان) و فیزیولوژیکی (مانند بار تخم، سن، و سایر ویژگی‌های پارازیتوئیدهای ماده) است (Van Lenteren, 2012). با این حال، بسیاری از گونه‌های پارازیتوئید از تخم‌گذاری در میزبان‌هایی که قبلاً انگلی شده شده‌اند خودداری نمی‌کنند، و زمانی که این اتفاق افتاد، تعاملات متضاد به صورت بالقوه بین مراحل نابالغی که به دنبال انحصار منابع میزبان

هستند، به وجود می‌آید (Harvey *et al*., 2013).

مطالعه رفتار جستجوگری زنبور پارازیتوئید *H. hebetor* نشان داد که این گونه در تراکم‌های بالا از رقابت با سایر افـراد هـم‌گونـه خـود اجتناب می‌کند. در تراکم ۲ و ۳ هر چند افزایش تراکم زنبـور بـه ازای هر بوته منجر به کاهش کارایی جستجوی آن شده اما تعداد لاروهای انگلی شده نسبت به تراکم ۱ افزایش یافته است، بنـابراین مـی‌تـوان انتظار داشت که افزایش نـرخ رهاسـازی تـا سـطح مشـخص، سـبب کاهش معنی‌داری در توانایی پارازیتسیم زنبور نشود.

لارو تفریخ شده از اولین تخمی که توسط پارازیتوئید روی میزبان گذاشته شده به دلیل تغذیه زود هنگام، مزیت نسبی نسـبت بـه دیگـر رقبا دارد، بنابراین، بالا رفتن درصـد مـرگ و میـر لارو پارازیتوئیـد در سطوح رقابتی بـالاتر مـی‌توانـد ناشـی از مهـار فیزیولـوژیکی توسـط لاروهای اولیه باشد و حتی علاوه بر فرصت تغذیه بیشـتر بـه ویژگـی های مرفولوژیکی مورد استفاده– برای مثال آرواره‌های بالایی درشت-تر– لارو سن اول در رقابت فیزیکی مستقیم وابسته باشد (Wang *et al*., 2021) و از طرف دیگر با ازدحام لاروهای تغذیه کننده روی یک میزبـان و حرکـات زالـویی لارو در حـین تغذیـه و برخـود لاروهـا بـا یکدیگر، موجب جدا شدن از بدن میزبان و متعاقباً مرگ لارو جداشـده خواهد شد. در تحقیق حاضر، در سطوح رقابـت ۱۰ و ۱۲، نتـاج تولیـد شده حاصل از زنبورهای بالغ تحت رقابت شدید به قدری ضعیف بـود که حتی با وجود کافی بودن بستر تغذیه به دلیل جثه بزرگ کرم پیله-خوار نخود، لاروهای زنبور قادر به تغذیه نبوده و از بین رفتند که می-تواند به دلیل ضعف در خصوصیات مرفولوژیکی لارو زنبور باشد.

نتیجه‌گیری

رقابـت درون‌گونـه‌ای میـان پارازیتوئیـدها در اکولـوژی پایـه و کاربردی نقش بسزایی دارد. درک چگونگی رقابت و نقشی کـه میـان حشرات کامل پارازیتوئید در مهار جمعیت آفات دارد به ندرت در زمینه کنترل بیولوژیک در نظر گرفته شده است. تحقیقات اندکی که در این زمینه در کشور صورت گرفته بیشتر در شرایط آزمایشگاهی انجام شده و به دلیل دشواری ارزیابی‌ها، تحقیقات صحرایی انـدکی انجـام شـده است. این در حالی است که در شرایط طبیعی و حتـی در گلخانـه‌هـا، عوامل بیولوژیک رهاسازی شده نـه تنهـا خـود درگیـر رقابـت درون گونه‌ای هستند؛ بلکه به دلیل وجود عوامل بیولوژیک دیگر رقابت بین گونـه‌ای نیـز رخ خواهـد داد. بنـابراین بهتـر اسـت ایـن تحقیقـات از آزمایشگاه شروع شده و در شرایط واقعی‌تر در مزرعه نیز دنبـال شـود. همچنین در شرایط مزرعه عوامل بسیاری مانند شرایط آب و هـوایی، تراکم آفات، ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی گیاهـان، وجـود گیاهـان دارای شهد که ممکن است مورد تغذیه حشرات کامـل قـرار گیرنـد و عوامـل دیگـر مـی‌تواننـد روی نتیجـه رقابـت و بـه تبـع آن کـارایی جستجوگری عوامل بیولوژیک تاثیرگذار باشند.

منابع

1- Agboka, K., Schulthess, F., Chabi-Olaye, A., Labo, I., Gounou, S., & Smith, H. (2002). Self-, intra-, and interspecific host discrimination in *Telenomus busseolae* Gahan and *T. isis* Polaszek (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric egg parasitoids of the african cereal stem borer *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Behavior* 15: 1-12. https://doi.org/10.1023/A:1014471826914.

2- Anonymous. (2020). Statistics and information Ministry of Agriculture. https://www.maj.ir/Dorsapax/userfiles/Sub65/amarnamehj2-1399-sh.pdf (accessed 23 May 2022). (In Persian)

3- Baaren, J.V., & Nenon, J.P. (1996). Intraspecific larval competition in two solitary parasitoids, Apoanagyrus (Epidinocarsis) lopezi and Leptomastix dactylopii. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 81: 325–333. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1996.00103.x.

4- Bayoumy, M.H., & Michaud, J.P. (2012). Parasitism interacts with mutual interference to limit foraging efficiency in larvae of *Nephus includens* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 62: 120-126. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.04.001.

5- Cornin, J.T., & Strong, D.R. (1999). Dispersal-dependent oviposition and aggregation of parasitism. *The American Naturalist* 154: 23-36. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.04.001.

6- Cusumano, A., Peri, E., & Colazza, S. (2016). Interspecific competition/facilitation among insect parasitoids. *Current Openion in Insect Science* 191: 1-5. https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.006.

7- Demoraes, C.M., Cortesero, A.M., Stapel, J.O., & Lewis, W.J. (1999). Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecological Entomology* 24: 402-410. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00212.x.

8- Denno, R.F., Mc Clure, M.S., & Ott, J.R., (1995). Interspecific intractions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297-331. https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.001501.

9- Eliopoulos, P.A., & Stathas, G.J. (2005). Effects of temperature, host instar, and adult feeding on progeny production by the endoparasitoid *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 34: 14-21. https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.1.14.

10- Fathipour, Y., Hosseini GHaralari, A., & Talebi, A.A. (2004). Some behavioral characteristics of *Diaeretiella rapae* (Hym., Aphidiidae), parasitoid of *Brevicoryne brassicae* (Hom., Aphididae). *Iranian Journal of Agricultural Science 35*(2): 393-401. (In Persian with English abstract)
11- Fathipour, Y., Hosseini, A., Aalebi, A.A., & Moharamipour, S. (2006). Functional response and mutual interference of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aohidiidae) on *Brevicoryne brassica* (Homoptera: Aphidiidae). *Entomologica Fennica* 17: 90-97. https://doi.org/10.33338/ef.84293.
12- Godfray, H.C.J., & Hunter, M.S. (1994). Heteronomous hyperparasitoids, sex ratios and adaptations: a reply. *Ecological Entomology* 19: 93–95. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1994.tb00397.x.
13- Goubault, M., Plantegenest, M., Poinsot, D., & Cortesero, A.M. (2003), Effect of expected offsprings survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Emtomologia Expermentalis et Applicata* 109: 123-131. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00101.x.
14- Harvey, J.A. (2005). Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Expermentalis et Applicata* 117: 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00348.x.
15- Harvey, J.A., Gols, R., & Strand, M.R. (2009). Intrinsic competition and its effects on the survival and development of three species of endopasitoid wasps. *Entomologia Expermentalis Applicata* 130: 238-248. https://doi.org/10.1111%2Fj.1570-7458.2008.00816.x.
16- Harvey, J.A., Poelman, E.H., & Tanaka, T. (2013). Intrinsic Inter- and Intraspecific competition in endopasitoid wasps. *Annual Review of Entomology* 58: 333-351. http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153622.
17- Hashemi Aghajeri, M. (1998). *The biology of pod borer (Heliothis viriplaca) on rain–fed chickpea, in Urmia, Maragheh and Hashtrood under different conditions*. M.Sc. Thesis, Urmia university, Urmia, Iran. 83 pp. (In Persian with English abstract)
18- Henne, D.C., & Johnson, S.J. (2010). Laboratory evaluation of aggregation, direct mutual interfrrence, and functional characterstics of *Pseudacten tricuspis* (Diptera: Phoridae). *Biological Control* 55: 63-71. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.07.001.
19- Hubbard, S.F., Marris, G., Reynolds, A., & Rowe, G.W. (1987). Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *Journal of Animal Ecology* 56: 387-401. https://doi.org/10.2307/5055.
20- Kahrarian, M., Ebadi, R., Seyedol-eslami, H., & Tohidi, M.T. (2008). Study on biology and behavior of pod borer, *Heliothis viriplaca* Hufn. (Lep., Noctuidae) in laboratory conditions. *Journal of Entomological Research Islamic Azad University, Arak Branch 1*(4): 309-317. (In Persian with English abstract)
21- Kalushkov, P., & Hodek, I. (2010). New essential aphid prey for *Anatis ocellata* and *Calvia quatuordecimguttata* (Coleoptera:Coccinellidae). *Biocontrol Scince Technique* 11: 35–39. https://doi.org/10.1080/09583150020029727.
22- McBrien, H., & Mackauer, M. (1991). Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Expermentalis Applicata* 59: 145-150. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1991.tb01497.x.
23- Mohamad, R., Monge, J.P., & Goubault, M. (2011). Agonistic interactions and their implications for parasitoid species coexistence. *Behavior Ecology* 22: 1114-1122. https://doi.org/10.1093/beheco/arr098.
24- Mohseni, L., Rasekh, A., & Kocheili, F. (2016). Comparative effect of wasp density in unisexual and bisexual strains of *Lysiphlebus fabarum*, on superparasitism in the Black bean aphid, *Aphis fabae. Journal of Plant Protection 30*(2): 251-260. http://dx.doi.org/10.22067/jpp.v30i2.42305.
25- Nouri Ganbalani, G., Mottaghinia, L., Abedi, Z., & Nouri, A. (2021). Foraging behavior of *Venturia canescens* Gravenhorst on potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller Short title: Behavioral characteristics of *V. canescens. Iranian Journal of Plant Protection Science 52*(2): 37-39. (In Persian with English abstract). http://doi.org/10.22059/IJPPS.2021.328323.1006976.
26- Poelman, E.H., Gols, R., Gumovsky, A.V., Cortesero, A.M., Dicke, M., & Harvey, J.A. (2014). Food plant and herbivore host species affect the outcome of intrinsic competition among parasitoid larvae. *Ecological Entomology* 39: 693-702. https://doi.org/10.1111/een.12150.
27- Tepa-Yotto, G.T., Hofsvang, T., Godonou, I., Tchibozo, I., & Sæthre, M.G. (2013). Host instar suitability of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) for *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) and parasitism effect on aphid life table. *Applied Entomology and Zoology 48*(4): 57-62. https://doi.org/10.1007/s13355-013-0203-5.
28- Van Lenteren, J.C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol 57*(1):1-20. http://dx.doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1.
29- Visser, M.E., Jacques, J., Van Alphen, M., & Nell, H.W. (1992). Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: An ESS Model. *Journal of Animal Ecology 61*(1): 93-101. https://doi.org/10.2307/5512.
30- Wang, X.G., Bokonon-Ganta, A.H., & Messing, R.H. (2008). Intrinsic inter- specific competition in a guild of tephritid fruit fly parasitoids: effect of co-evolutionary history on competitive superiority. *Biological Control* 44: 312-320. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.012.
31- Wang, X.Y., Jennings, D.E., & Duan, J.J. (2015). Trade-offs in parasitism efficiency and brood size mediate

parasitoid coexistence, with implications for biological control of the invasive emerald ash borer. *Applied Ecology* 52: 1255-1263. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12487.

32- Wang, X., Ramadan, M.M., Guerrieri, E., Messing, H.M., Johnsonm, W., Daane, K.M., & Hoelmer, K.A. (2021). Early-acting competitive superiority in opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae): Implications for biological control of invasive tephritid pests. *Biological Control* 162: 104-125. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104725.